

Cidaris

Revista Ilicitana de Paleontología y Mineralogía

Referencia a este artículo:

Mesa, A., Hernández Fernández, M., Moreno Bofarull, A. y Gómez Cano, A. R. Interacciones entre Macroevolución y Paleoecología: generalistas y especialistas en las faunas de roedores del Plio-Pleistoceno ibérico. En: Moreno-Azanza, M., Díaz-Martínez, I., Gasca, J.M., Melero-Rubio, M., Rabal-Garcés, R. y Sauqué, V. (coords). *Cidaris*, número 30, VIII Encuentro de Jóvenes Investigadores en Paleontología, volumen de actas, 197-200.

Núm. 30
2010

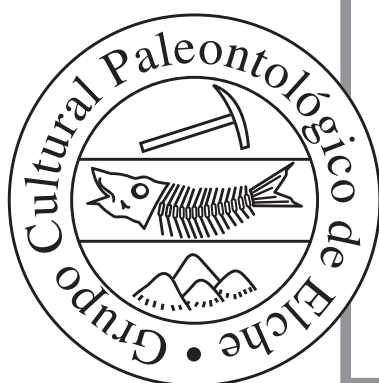


VIII EJIP



ENCISO - LA RIOJA

VIII Encuentro de Jóvenes Investigadores en Paleontología
VOLUMEN DE ACTAS



GRUPO CULTURAL PALEONTOLÓGICO DE ELCHE

INTERACCIONES ENTRE MACROEVOLUCIÓN Y PALEOECOLOGÍA: GENERALISTAS Y ESPECIALISTAS EN LAS FAUNAS DE ROEDORES DEL PLIO-PLEISTOCENO IBÉRICO

INTERACTIONS BETWEEN MACROEVOLUTION AND PALAEOECOLOGY: GENERALISTS AND SPECIALISTS IN RODENT FAUNAS FROM THE IBERIAN PLIO-PLEISTOCENE

Aurora Mesa¹, Manuel Hernández Fernández^{1,2}, Ana Moreno Bofarull¹ y Ana Rosa Gómez Cano¹

¹Dept. Paleontología, Facultad de Ciencias Geológicas, Universidad Complutense de Madrid. C/ José Antonio Novais 2. 28040 Madrid, España. E-mail: A.M., blmalmsteen@hotmail.com; A.M.B., a.m.bofarull@gmail.com; A.R.G.C., argomez@geo.ucm.es

²E.I Paleontología, Instituto de Geología Económica, Consejo Superior de Investigaciones Científicas. C/ José Antonio Novais 2, 28040 Madrid, España. E-mail: hdezfdz@geo.ucm.es

RESUMEN

Existen diversas hipótesis macroevolutivas que postulan a favor de una sincronía entre los cambios climáticos y las variaciones en la estructura de las comunidades faunísticas. Estas teorías hacen evidente la importancia que puede tener el grado de especialización ecológica de un taxón. En este trabajo se evaluó la variación a lo largo del Plio-Pleistoceno ibérico de las proporciones relativas de especies de roedores generalistas respecto de las especialistas. Medimos el grado de especialización por medio del índice de especialización biómica (BSI). Fue posible poner de manifiesto la disminución de las especies especialistas debida a la perturbación climática generada por el inicio de las glaciaciones y una posterior recuperación faunística con un nuevo incremento proporcional de especialistas.

Palabras clave: Especialistas, generalistas, macroevolución, Mammalia, Rodentia.

ABSTRACT

Some macroevolutionary hypotheses propose a synchrony between climatic changes and variations in the structure of faunal communities. These theories make clear the importance of the degree of ecological specialization of the taxa. In this work we evaluated the variation of the relative proportions of generalist and specialist rodents along the Iberian Plio-Pleistocene. We measured the degree of specialization using the biomic specialization index (BSI). It was possible to show the decrease of the specialist species due to the climatic perturbation generated by the onset of the glaciations, as well as the latter faunal recovery characterized by a proportional increment of specialists.

Keywords: Specialist, generalist, macroevolution, Mammalia, Rodentia.

1. INTRODUCCIÓN

Existe una alternativa al paradigma evolutivo que supone a la competencia entre especies como el motor principal a escala global de los cambios en los organismos: la “teoría del hábitat” postulada por Elisabeth S. Vrba (1992). Esta teoría aúna un conjunto de hipótesis que muestran la importancia primordial de la relación existente entre los cambios climáticos globales, los cambios ambientales asociados y la evolución de las especies, su extinción y la aparición de nuevos grupos.

Un aspecto clave dentro de la teoría del hábitat es el marcado por las diferencias evolutivas que imponen las características ecológicas de las distintas especies según

la extensión de su hábitat, considerándose como hábitat de una especie al lugar que contiene los recursos necesarios para su vida. Dentro de un contexto macroevolutivo, los biomas ocupados por una especie pueden convertirse en subrogados de los hábitats de las especies (Vrba, 1987). De esta manera, esta teoría concede gran valor a las diferencias entre las especies restringidas a un bioma en particular (especialistas de bioma) y aquellas especies que pueden obtener sus recursos en más de un bioma (generalistas de bioma).

La “hipótesis del uso de los recursos” (Vrba, 1980, 1987) es una de las integrantes de la teoría del hábitat, y expone que las especies especialistas de bioma tienen mayores tasas de extinción y especiación que las genera-

listas. Esto se relacionaría con el hecho de que durante los cambios climáticos el hábitat de las especies puede verse enormemente afectado y, por tanto, las especies especialistas se verán afectadas en mayor grado por la presión selectiva mientras que las generalistas serán menos vulnerables a la extinción ya que son capaces de obtener sus recursos de más de un bioma. Por otro lado, estos cambios en las condiciones ambientales pueden provocar que los hábitats de las especies especialistas se fragmenten, dando origen a procesos de vicarianza y especiación, lo cual provocaría una preponderancia del número de especialistas sobre el de generalistas en la biota global. Varios trabajos han corroborado esta hipótesis tanto en mamíferos africanos (Vrba, 1987; Hernández Fernández y Vrba, 2005) como sudamericanos (Moreno Bofarull *et al.*, 2008).

Otro de los componentes de la teoría del hábitat es la “hipótesis de los pulsos de cambio” (Vrba, 1985, 1992), la cual afirma que, dado que tanto las especiaciones como las extinciones o las dispersiones de las especies no ocurren a menos que sean forzadas por cambios en el ambiente físico, la mayoría de los cambios en los linajes a lo largo de la historia de la vida deben haber ocurrido en pulsos sincrónicos con los cambios climáticos globales. Según esta hipótesis, los fenómenos de interacción entre especies, como predación y competición, no serían suficientes por sí solos como para causar extinción y especiación, y únicamente los cambios climáticos importantes que ocurrieron en el pasado pueden explicar los importantes eventos de especiación (Vrba, 1993).

La combinación de ambas hipótesis, junto con el hecho de la organización jerárquica de los procesos ecológicos y evolutivos (Vrba, 1989), permite predecir que los conjuntos de especies que superan los grandes momentos de cambio global deben estar dominados por especies generalistas (aquellas que debido a su amplitud ecológica no se ven afectadas). Por su parte, las especies especialistas se verán afectadas en mayor medida por dichos cambios globales y su preponderancia disminuirá en esos momentos para recuperarse una vez pasados.

Los mamíferos ibéricos son un grupo idóneo para comprobar esta predicción, teniendo en cuenta la riqueza de su registro fósil (Alba *et al.*, 2001) y que han sido objeto de grandes periodos de cambio faunístico durante el Cenozoico, usualmente asociados con fluctuaciones globales del clima (van der Meulen y Daams, 1992). Por ello, en este trabajo se estudiaron las faunas de roedores de la Península Ibérica durante el Plio-Pleistoceno. Durante este periodo se produjo el desarrollo final de las glaciaciones cenozoicas, cuyo inicio tuvo lugar hace 2,5 millones de años aproximadamente (Shackleton *et al.*, 1995). Semejante evento climático provocó grandes cambios faunísticos a escala global, y nuestro objetivo era comprobar si se produjo una variación en las características ecológicas de las asociaciones de especies implicadas. Es decir, ¿hubo una disminución de la proporción de especialistas en asociación con el desarrollo de los periodos glaciales? ¿Se

produjo posteriormente una recuperación del número de especialistas?

2. MATERIAL Y MÉTODOS

En este estudio utilizamos los conjuntos faunísticos de roedores que aparecen en 44 yacimientos del Plio-Pleistoceno ibérico, cuya edad se extiende entre los 5,25 y los 0,01 millones de años (Hernández Fernández *et al.*, 2004). El grado de especialización de las especies implicadas se midió por medio del índice de especialización biómica o BSI (Hernández Fernández y Vrba, 2005), que indica el número de biomas ocupado por cada especie, por lo que cuanto más especialista sea una especie menor BSI tendrá. Los datos de ocupación de biomas para cada especie fueron derivados de Hernández Fernández *et al.* (2007). Finalmente, la proporción relativa de especies especialistas y generalistas en cada yacimiento se calculó en función del valor medio de BSI de las especies que componen la lista faunística de cada yacimiento.

Teniendo en cuenta que hay un cierto número de taxones no determinados a nivel específico, este análisis se repitió de dos maneras diferentes. En primer lugar, para aquellos taxones indeterminados (Género sp.) el valor de BSI se halló como la media de todas las especies pertenecientes al mismo, y seguidamente fueron incluidos junto con el resto de las especies del yacimiento. En segundo lugar, para evitar el sesgo que pudieran introducir en los análisis, estos taxones indeterminados no fueron tenidos en cuenta a la hora de calcular el BSI medio.

3. RESULTADOS

La Fig. 1 muestra los cambios en el BSI medio de las faunas ibéricas de roedores a lo largo de todo el Plio-Pleistoceno. Ambas gráficas muestran resultados similares, independientemente del método seguido para calcular el BSI medio de los yacimientos (incluyendo o excluyendo las especies no determinadas). Se puede observar claramente un incremento del BSI medio a lo largo del Plioceno (incremento de la proporción de generalistas) hasta alcanzar un máximo pasados los 3 millones de años (Fig. 1A) o entre 3 y 1,8 millones de años (Fig. 1B), dependiendo del método utilizado. Durante el Pleistoceno se observa una disminución del BSI medio (incremento de la proporción de especialistas). Es decir, a lo largo de la secuencia estudiada se observan dos tendencias contrapuestas cuyo punto de inflexión coincide a grandes rasgos con el inicio de las primeras glaciaciones modernas hace unos 2,5 millones de años. Independientemente del método utilizado, ambas tendencias son estadísticamente significativas, tanto el incremento de BSI medio antes de 2,5 millones de años ($r = -0.530$, $p = 0.035$, incluyendo las especies no determinadas; $r = -0.544$, $p = 0.029$, excluyendo las especies no determinadas) como su disminución pasada esa fecha ($r = 0.464$, $p = 0.013$, incluyendo las especies no determinadas; $r = 0.465$, $p = 0.013$, excluyendo las especies no determinadas).

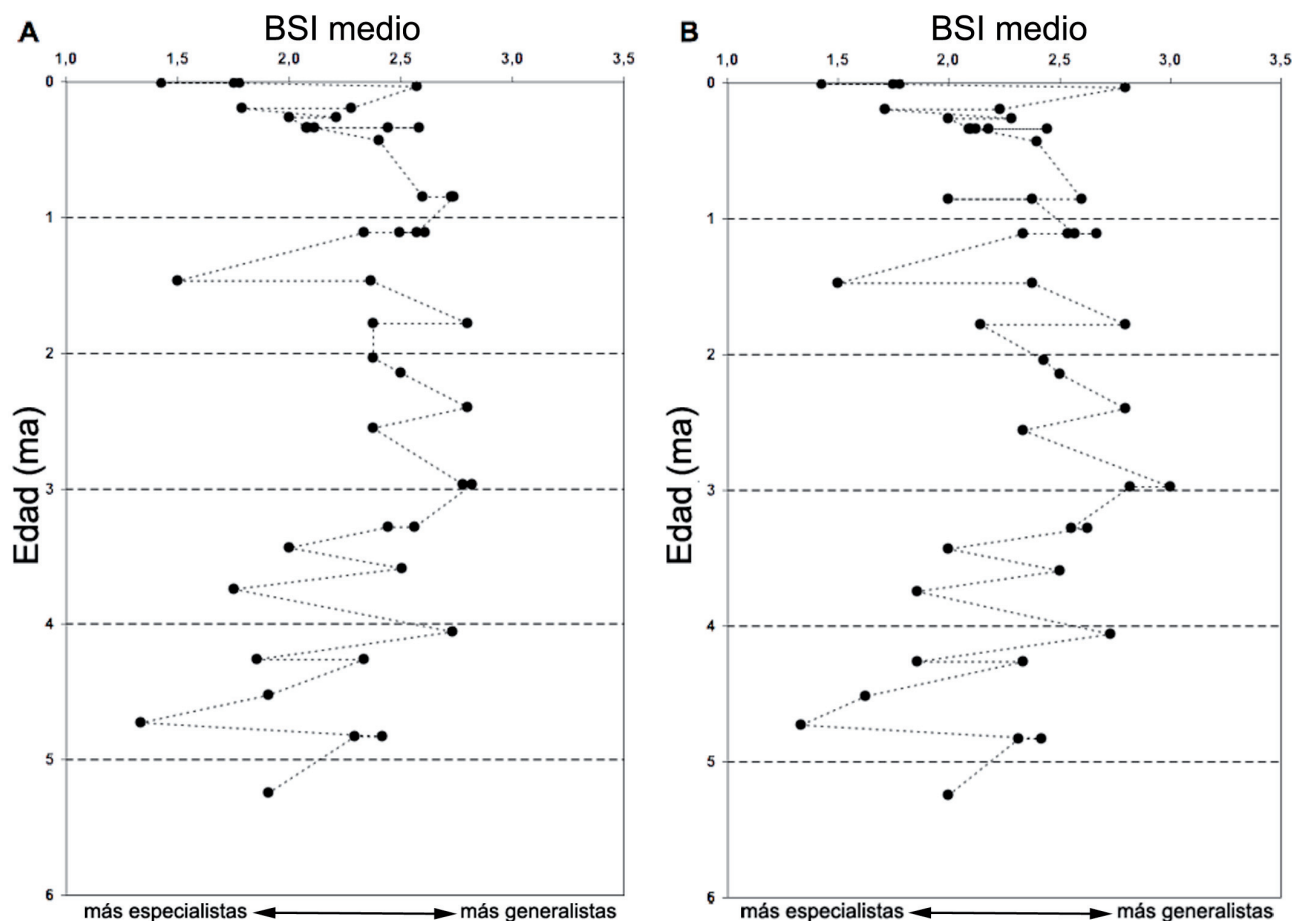


Figura 1. Variaciones en el valor medio del índice de especialización biótica (BSI) de las faunas de roedores del Plio-Pleistoceno Ibérico. Cada punto corresponde a un yacimiento. Edad, medida en millones de años (ma). A, se incluyen los taxones no determinados a nivel de especies. B, se excluyen los taxones no determinados a nivel de especie.

4. DISCUSIÓN

Nuestros resultados muestran la existencia de dos tendencias muy marcadas antes y después del primer evento glacial del Plio-Pleistoceno.

En el primer periodo, entre los 5 y los 2,5 Ma se produjo un incremento en el valor del BSI medio desde valores relativamente bajos al inicio del mismo, que indican una mayor proporción de especies especialistas en las faunas del Plioceno inferior, hasta el Plioceno medio cuando se alcanzan los mayores valores de BSI medio, correspondiéndose con un mayor predominio de especies generalistas. Coincidiendo con este cambio ecológico en las faunas de roedores se produjo una progresiva disminución de las temperaturas globales, que en Europa meridional se tradujo en el paso de una situación subtropical con pequeñas oscilaciones térmicas a unas condiciones templadas con una marcada estacionalidad térmica anual (Suc y Zagwijn, 1983; Diniz, 1984; Drivaliari *et al.*, 1999). La culminación de este proceso dio lugar a la primera glaciación del Plio-Pleistoceno en el estadio isotópico del oxígeno 100 (Partridge, 1997), la cual provocó un cambio biótico de gran importancia en Eurasia, con la aparición de los elefantes y caballos modernos ("Elephant/*Equus* event" de Lindsay *et al.*, 1980) así como de otros grupos adaptados a condiciones ambientales más abiertas y templadas (Az-

zaroli, 1983) que sustituyeron a las faunas previas típicas de ambientes forestales subtropicales. Nuestros resultados indican una disminución paulatina en la proporción de especialistas; a medida que fueron disminuyendo las temperaturas globales sólo aquellas especies con mayor capacidad para ocupar varios biomas pudieron superar este cambio, produciéndose una desaparición gradual de las especies más especialistas.

Posteriormente a los 2,5 millones de años se observa una disminución del BSI medio, indicando un progresivo aumento del número de especies especialistas. Este patrón se podría interpretar como la recuperación paulatina de las faunas de mamíferos tras la perturbación ecológica que produjo la primera glaciación. Dependiendo del método de análisis estudiado, esta recuperación pudo iniciarse inmediatamente después de dicha glaciación (excluyendo del análisis las especies no determinadas) o pudo retrasarse hasta hace 1.8 millones de años (incluyendo las especies no determinadas). Resulta interesante destacar que esta última fecha coincide con otro destacado evento de cambio faunístico ("Wolf event" de Azzaroli 1983), caracterizado por el desarrollo de faunas templadas modernas con, por ejemplo, *Canis etruscus* o *Microtus pliocaenicus*. Finalmente, durante el Holoceno se alcanzaron niveles de especialización ecológica (valores de BSI medio) similares a los del inicio del Plioceno.

En cualquier caso, el desarrollo de ambas tendencias no excluye la presencia de numerosas oscilaciones a lo largo de toda la secuencia, las cuales pueden asimilarse a la existencia de las múltiples variaciones térmicas asociadas con los ciclos de Milankovitch que sufre el clima terrestre.

Los resultados obtenidos en este trabajo, basados en la fauna de roedores plio-pleistocénicos de la Península Ibérica, muestran una gran coincidencia con lo que sería esperable según algunas de las hipótesis incluidas en la teoría del hábitat de Vrba (1980, 1985, 1987, 1992), que predicen una disminución proporcional de las especies especialistas en coincidencia con los grandes cambios climáticos globales, y una importante recuperación de las mismas tras la renovación faunística producida por los mismos.

5. AGRADECIMIENTOS

Agradecemos los comentarios de los revisores de este trabajo, Raef Minwer-Barakat y César Laplana, así como las apreciaciones de los editores de este VIII EJIP. Los proyectos CGL2006-01773/BTE y CGL2008-05813-C02-01/BTE del MEC han contribuido a la financiación parcial de esta investigación. Este trabajo es una contribución del grupo de investigación UCM-CAM 910607 sobre Evolución de Mamíferos y Paleoambientes Continentales Cenozoicos. M.H.F. disfruta de un contrato UCM del programa Ramón y Cajal del MEC. A.R.G.C. disfruta de un contrato UCM del programa FPU del MEC.

6. BIBLIOGRAFÍA

- Alba, D.M., Agustí, J. y Moyà-Solà, S. (2001): Completeness of the mammalian fossil record in the Iberian Neogene. *Paleobiology*, 27, 79-83.
- Azzaroli, A. (1983): Quaternary mammals and the "End-Villafranchian" dispersal event -a turning point in the history of Eurasia. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 44, 117-139.
- Diniz, F. (1984): Etude palynologique du Bassin Pliocene de Rio Maior. *Paléobiologie Continentale*, 14, 259-267.
- Drivaliari, A., Ticleanu, N., Marinescu, F., Marunteanu, M. y Suc, J-P. (1999): A Pliocene climatic record at Ticleni (southwestern Romania). En: *The Pliocene: Time of Change*. (J.H., Wrenn, J.-P., Suc y S.A.G. Leroy, eds.), American Association of Stratigraphic Palynologists Foundation, Dallas, 227-240.
- Hernández Fernández, M., Álvarez Sierra, M.A. y Peláez-Campomanes, P. (2007): Bioclimatic analysis of rodent palaeofaunas reveals severe climatic changes in Southwestern Europe during the Plio-Pleistocene. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 251, 500-526.
- Hernández Fernández, M., Azanza, B. y Álvarez Sierra, M.A. (2004): Iberian Plio-Pleistocene biochronology: micromammalian evidence for MNs and ELMA's calibration in southwestern Europe. *Journal of Quaternary Science*, 19, 605-616.
- Hernández Fernández, M. y Vrba, E.S. (2005): Macroevolutionary processes and biomic specialization: testing the resource-use hypothesis. *Evolutionary Ecology*, 19, 199-219.
- Lindsay, E.H., Opdyke, N.D. y Johnson, N.M. (1980): Pliocene dispersal of the horse *Equus* and late Cenozoic mammalia dispersal events. *Nature*, 287, 135-138.
- van der Meulen, A.J. y Daams, R. (1992): Evolution of Early-Middle Miocene rodent faunas in relation to long-term palaeoenvironmental changes. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 93, 227-253.
- Moreno Bofarull, A., Arias Royo, A., Hernández Fernández, M., Ortiz-Jaureguizar, E. y Morales, J. (2008): Influence of continental history on the ecological specialization and macroevolutionary processes in the mammalian assemblage of South America: differences between small and large mammals. *BMC Evolutionary Biology*, 8, 97 (doi:10.1186/1471-2148-8-97).
- Partridge, T.C. (1997): Reassessment of the position of the Plio-Pleistocene boundary: is there a case for lowering it to the Gauss-Matuyama palaeomagnetic reversal? *Quaternary International*, 40, 5-10.
- Shackleton, N.J., Hall, M.A. y Pate, D. (1995): Pliocene stable isotope stratigraphy of site 846. *Proceedings of the Ocean Drilling Program, Scientific Results*, 138, 337-355.
- Suc, J.-P. y Zagwijn, W.H. (1983): Plio-Pleistocene correlations between the northwestern Mediterranean region and northwestern Europe according to recent biostratigraphic and palaeoclimatic data. *Boreas*, 12, 153-166.
- Vrba, E.S. (1980): Evolution, species and fossils: How does life evolve? *South African Journal of Science*, 76, 61-84.
- Vrba, E.S. (1985): Environment and evolution: alternative causes of the temporal distribution of evolutionary events. *South African Journal of Science*, 81, 229-236.
- Vrba, E.S. (1987): Ecology in relation to speciation rates; some case histories of Miocene-Recent mammal Clades. *Evolutionary Ecology*, 1, 283-300.
- Vrba, E.S. (1989): What are the biotic hierarchies of integration and linkage? En: *Complex organismal functions: integration and evolution in vertebrates* (D.B. Wake, G. Roth, eds.), John Wiley y Sons, New York, 379-401.
- Vrba, E.S. (1992): Mammals as key to evolutionary theory. *Journal of Mammalogy*, 73, 1-28.
- Vrba, E.S. (1993): Turnover-pulses, the Red Queen, and related topics. *American Journal of Science*, 293, 418-452.



Organiza: Instituto de Estudios Riojanos, Universidad de la Rioja, Centro Paleontológico de Enciso, Museo de Dinosaurios de Salas de los Infantes, Grupo Aragosaurus, Universidad de Zaragoza.



Patrocina: Fundación Cidarís, Museo Paleontológico de Elche, Ministerio de Ciencia e Innovación, Ayuntamiento de Enciso, Fundación Patrimonio Paleontológico de La Rioja, Fundación para el estudio de los Dinosaurios de Castilla y León, Instituto Universitario de Ciencias Ambientales de Aragón, Geotexna S.L., Portosaurios S. L., Paleomías S. L., Instituto de Cultura Juan Gil-Albert.



Colabora: Fundación Caja Rioja, Gobierno de La Rioja, Sociedad Española de Paleontología.